UEBER TIERE MIT INKONSTANTER ALVEOLÄRER GASSPANNUNG.

(Eine Uebersicht über die Erscheinungen der Atmung, hauptsächlich bei luftatmenden Wassertieren.)

VON

H. J. JORDAN,
UTRECHT.

(Mit 2 Figuren im Text)

Die Atmung der meisten landbewohnenden Tiere, wie z. B. diejenige des Menschen, ist dadurch ausgezeichnet, dass innerhalb der Lungenalveolen ein recht konstanter Gasdruck herrscht. KROGH und LINDHARD (Journ. of Physiol. Vol. 51, 1917, p. 59) fanden mit einer sehr genauen Technik, dass die Abweichungen des Druckes, welche man findet, wenn man die verschiedenen Phasen des Atmungsprozesses miteinander vergleicht, zwar grösser sind als man dachte, aber verglichen mit den Tieren, welche uns interessieren werden, noch klein genug sind. Er fand für die Kohlensäure als grösste Abweichung 4,8 bis 5,5 % und für den Sauerstoff 15,8 bis 14 %. Gemessen wurde am Ende der Inspiration, sowie vor Anfang der folgenden Inspiration. Es gibt kaum eine Teilerscheinung der menschlichen Atmung, die nicht mit dieser Tatsache in Beziehung steht. Einmal gilt dies für den Bau der Lunge und der Atemwege, für den geringen schädlichen Raum, die zahlreichen, kleinen Alveolen (grosse Oberfläche, kleines Lumen), den schnellen Atemrhythmus. Weiterhin steht damit in Verbindung die Art und Weise, wie die Atmung vom Zentralnervensystem aus reguliert wird: Die Reizbarkeit des Atmungszentrums fast ausschliesslich für Kohlensäure (und andere Säuren) aus welcher sich eine Regulierung der Sauerstoffzufuhr nur ergeben kann, wenn Kohlensäureabgabe und Sauerstoffaufnahme fest miteinander verbunden sind. Da nun ausserdem die Sauerstoffaufnahme von der Beschaffenheit der Lungengase, der Kohlensäurereiz von der Beschaffenheit der Blutgase abhängt, so setzt die in Frage stehende Regulierung eine feste Verbindung der Blut- und der Lungengasspannung voraus. Sie muss demnach, da diese Verbindung durch Bau und Eigenschaften der Lunge gegeben ist, beide Gasspannungen hinwiederum konstant zu erhalten bestrebt sein [1]).

Ganz anders nun sind diese Merkmale bei Tieren mit inkonstanter alveolärer Gasspannung. Das sind Tiere, deren Lunge als Luftvorratsraum dient; es handelt sich also vor allem um tauchende Landtiere. Die Lunge oder die Atemwege stellen hier einen grossen Raum vor, gross, wenn man ihn mit der atmenden Oberfläche vergleicht. Man denke an die Lunge der Amphibien! Man könnte von grossem schädlichem Raum sprechen, nur ist hier die Bezeichnung „schädlicher Raum" nicht richtig und es zeigt sich ohne weiters von welch einseitigem Standpunkte aus, dieser Name in die Physiologie eingeführt worden ist. Schädlichen Raum nennt man dasjenige Lumen der Atmungsorgane etwa des Menschen, welches eine Gasmenge enthält, die bei der Ventilation hin und her bewegt werden muss, ohne mit der eigentlichen alveolären Luft in Wechselbeziehung zu treten, das heisst also ohne durch Diffusion

1) Die im Wesentlichen nur bei Säugetieren und Vögeln vorkommende, bei echten Wassertieren aber fehlende Dichtigkeit der Haut für Kohlensäure, wodurch eine Beschränkung der Kohlensäureabgabe auf die Lunge zustande kommt, sowie die Konstanz des Sauerstoffgehaltes des äusseren Mediums, sind weitere Bedingungen für dieses Zusammenarbeiten.

Gase an das Blut abzugeben, oder von ihm aufzunehmen. Dieser Umstand hängt naturgemäss nicht nur ab von dem anatomischen Bau, sondern auch von der Zeit welche für die Diffusion von den Bronchien in die Alveolen zur Verfügung steht. Früher bestimmte man diesen Raum beim Menschen durch Messen der Luftröhre, der Bronchien u. s. w. und bezeichnete derart alle Zuleitungswege als „schädlichen Raum". Liesse man der Luft in diesen Räumen die nötige Zeit, um durch Diffusion in die Alveolen zu gelangen, so wäre auch dieser Sauerstoff nicht umsonst in die Tracheen gesogen worden.

Bei Tieren, welche ihre Lungen mit Gasvorrat zu füllen pflegen, um dann eine Zeit lang davon zu zehren, wie das bei allen tauchenden Landtieren der Fall ist, vergrössert der „schädliche Raum" ganz einfach den Vorratsraum. Das gewaltige Lumen der sackförmigen Lunge etwa bei den Amphibien, die weiten Zuleitungswege, etwa bei den Schwänen, mit einer Schlinge im Brustbein, die riesigen Ventilationstracheen der Larve von Dytiscus marginalis (KROGH) u. s. w. sind hier zu nennen.

Von einem Vorratsraume kann man nur reden, wenn zwei Bedingungen erfüllt sind. Erstens muss der Raum, nachdem er seines Inhaltes beraubt worden ist, wieder gut gefüllt werden; zweitens muss der Organismus eine Zeit lang völlig von dem Vorrate leben können, wobei dieser mehr oder weniger vollkommen verbraucht werden muss. Wie dies bei den uns interessierenden Tieren geschieht, wollen wir jetzt untersuchen.

1. *Die Luftaufnahme in die Vorratslunge*

Es ist hier nicht meine Aufgaube, darauf zu weisen, dass etwa tauchende Tiere vor dem Untertauchen tief Atem schöpfen, oder dass die Atemöffnung einer Schnecke eine bestimmte Zeit offen bleibt, um dem Diffusionsprozess die nötige Zeit zu lassen, oder endlich Zahlen zu geben, für die Luftmengen, welche ein Frosch in seine Lunge einschluckt. Nur zwei Befunde will ich mitteilen. Der eine ist von AUGUST KROGH (Arch. ges. Physiol. Bd. 179, 1920, p. 113). Die alveolären Gase des Menschen werden bekanntlich in ihrer Zusammensetzung dadurch konstant erhalten, dass eine kleine Luftmenge, im Vergleiche zum Gasinhalte der Lunge, in schneller Folge ein- und ausgeatmet wird. Von dieser Menge, etwa 500 ccm. muss man noch die Menge abziehen, welche auf den schädlichen Raum entfällt, nämlich etwa 140 ccm., sodass als nützliche Luftmenge in Betracht kommen 360 ccm. Teilt man diese durch die Gesamtgasmenge, welche sich nach der Einatmung in der Lunge befindet (3160 ccm.), so erhält man den Ventilationsquotienten (BOHR) der, aus den angeführten Zahlen berechnet, gleich 1/9 ist. Bei einem Tiere, welches zu unserer Gruppe gehört, nämlich der Larve von Dytiscus marginalis, hat KROGH diesen Ventilationsquotienten bestimmt, und zwar zu $\frac{1}{2,37}$. Das Einsaugevermögen ist also hier, wo ein Vorratsraum gefüllt werden muss, ungemein viel grösser als bei jener Atmung, welche in schnellem Rhythmus lediglich den Gasdruck konstant erhält. Bei allen Insecten mit aktiver Atmung findet man zweierlei Arten von Tracheen, nämlich Diffusionstracheen, mit rundem Querschnitte, und Ventilationstracheen, mit ovalem Querschnitte, welche bei der Atmung ineinander gedrückt werden können. Diese letztere nun sind bei der Dytiscuslarve sehr gross. Das Verhältnis ihres Volumens zu demjenigen der Diffusionstracheen, welche jene mit den einzelnen Körperelementen verbinden, beträgt nach KROGH 66 : 34, während die Larve in der Tat einen Luftvorrat aufzunehmen vermag, der für einen Ruheverbrauch von etwa 5 Minuten ausreicht.

In meinem Laboratorium wurden gleichfalls einige Zahlen gefunden, welche erlauben die in Frage stehenden Verhältnisse zu beurteilen. Wir haben zu Zwecken, welche weiter unten besprochen werden, bei verschiedenen Tieren unserer Gruppe die Lungengase prozentisch bestimmt, und zwar zu sehr verschiedenen Zeiten, vom Momente der Einatmung aus gerechnet. Einige Zahlen für den in der Lunge gefundenen Prozentgehalt an Sauerstoff sollen durch ihre Höhe beweisen, dass in der Tat, bei diesen Tieren eine viel ausgiebigere Luftaufnahme stattfindet, als dies bei Tieren der Fall ist, bei denen die Ventilation nicht dazu dient, um einen Vorrat aufzunehmen, sondern nur um den alveolären Druck konstant zu halten. Ich stehe nicht dafür ein, dass es sich in allen Fällen um Maximalzahlen handelt, es genügt für uns, dass die Zahlen viel höher sind, als diejenigen, welche man in der Literatur für die alveoläre Luft des Menschen findet. (Ungefähr 14—15 %). So fand in meinem Laboratorium Herr STEENBEEK in der Froschlunge zuweilen 19,5 % Sauerstoff, während Herr HAZELHOFF bei Limnaea stagnalis z. B. 18,7 % fand.

2. *Der Luftverbrauch aus der Vorratslunge*

a. *Die Vorratslunge bei Landtieren.*

Was geschieht nun innerhalb solch einer Vorratslunge zwischen zwei Atemzügen? Zunächst galt es hier zu zeigen, dass bei Tieren mit sackförmiger Lunge das Prinzip des Konstanterhaltens des Lungengasdruckes auch da nicht gilt, wo die Tiere nicht eigentlich eines Vorrates für ihre spezielle Lebensweise bedürfen. Ich liess durch Dr. J. H. SCHUURMANS STEKHOVEN (Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. (2) Dl. 18, 1920, p. 1) in diesem Sinne die Atmung von Limax untersuchen. Er fand, dass die Lufterneuerung in der Lunge dieser Tiere so vor sich geht, dass die Atemöffnung eine Zeit lang offen bleibt, wobei der Sauerstoff ausschliesslich durch Diffusion, also ohne besondere Ventilationsbewegungen aufgenommen wird. Wenn nun die Lunge eine Zeit lang offen war, dann schliesst sie sich wieder und bleibt nun eine Weile zu, so dass das Blut, welches in dieser Zeit durch die Lungengefässe strömt, die aufgenommene Sauerstoffmenge langsam verbrauchen muss. Ein Beispiel mag hier genügen: Limax variegatus wird 30 Minuten lang beobachtet. In dieser Zeit öffnet sich die Atemöffnung 14 mal, während sie im Ganzen 7 Minuten 53 Sekunden geschlossen gehalten wird, das ist 26 % der ganzen Zeit, innerhalb welcher Periode dann von einer Konstanz der Gase keine Rede sein dürfte. Wenn wir hier zur Stütze unserer Meinung, dass auch bei diesen Tieren die Sauerstoffmenge im Inneren der Lunge als Vorrat auftritt, eine Methode anwenden dürfen, welche mehr einen Ausblick gewährt, als einen eigentlichen Beweis, so wollen wir auf folgende Erscheinung hinweisen. SCHUURMANS STEKHOVEN bringt Exemplare von Limax in reinen Stickstoff oder reinen Wasserstoff.

Erwartet wurden dyspnoeische Reaktionen. Wir wussten aus andern Versuchen, dass sich diese Reaktion auf langes oder dauerndes Offenhalten der Lunge beschränkt. Hier jedoch fanden wir etwas ganz anderes. Die Lunge öffnete sich ganz kurz, um sich dann sofort wieder zu schliessen, und im Ganzen wurde sie im Laufe des Versuches nicht nur ungemein selten geöffnet, sondern die Zeit absoluten Geschlossenseins war ganz enorm vergrössert. Liess man nun die Tiere sehr lange Zeit in dem sauerstofffreien Medium, so veränderte sich das Verhalten, häufiger und häufiger öffnete sich die Lunge und die Gesamtöffnungszeit nahm je länger je mehr zu.

Tabelle 1. Limax variegatus in reinem Stickstoff.

BEOBACHTUNGSZEIT.	Wie lange ist die Öffnung geschlossen? *a.* ABSOLUTE ZEIT.	*b.* IN % DER BEOBACHTUNGSZEIT.	ZAHL DER BEWEGUNGEN.
Erste 30 Minuten.	29′ 37″	98,73 %	7
Zweite 30 „	28′ 35″	95,28 %	11
Dritte 30 „	24′ 49″	82,72 %	39
Vierte 30 „	13′ 23″	45,16 %	25

Man kann hier von einem Reflex reden, welcher den Inhalt der Lunge als Vorrat vor Wegdiffundieren und Mischung mit dem nutzlosen, umgebenden Gase schützt. Nach der allgemeinen biologischen Erfahrung, nach welcher Reflexe zu den andern Funktionen zu passen pflegen, kann man daraus einen Schluss über die Bedeutung des Lungeninhaltes eben als *Vorrat* ziehen.

Natürlich werden wir diese Erscheinung noch weiter untersuchen müssen, als SCHUURMANS STEKHOVEN dies getan hat. Zunächst ist es lediglich ein Schluss, wenn wir sagen dass es sich hier um einen Reflex auf die chemische Beschaffenheit des umgebenden Gases handelt, ein Reflex, dessen Rezeptoren offenbar innerhalb des Atemorganes liegen. Der Effekt des Reflexes ist jedenfalls Schliessung der Lunge. Allein dieser Reaktion steht gegenüber ein anderer Reflex, der durch Sauerstoffmangel innerhalb des Tieres selbst ausgelöst wird, dessen Effekt aber ist: Oeffnung der Lunge. Aus dem Zusammenarbeiten beider dürfte das beschriebene Verhalten zu verstehen sein, wobei offenbar bei schwindendem Sauerstoffe in der Lunge, der dyspnoeische Reflex die Oberhand gewinnt. Dass es eine derartige dyspnoeische Reaktion gibt, zeigte SCHUURMANS STEKHOVEN durch Versuche, bei denen die Tiere bei erhöhter Temperatur, aber in normaler Luft untersucht wurden. Auch bei Helix pomatia, welcher man viel Blut abgezapft hat, kann man sehen, dass die Lunge sehr weit und für lange Zeit geöffnet wird. Diese Tatsache aber haben wir, im Gegensatze zu den entsprechenden Erscheinungen

bei Limax noch nicht in Zahlen festgestellt. Limax hält die Lunge bei 31° (nach Ablauf einer Uebergangsfrist von 30 Minuten) fast unaufhörlich offen. Dies dürfte eine Reaktion sein auf den Mehrverbrauch an Sauerstoff, in Folge des erhöhten Stoffwechsels, bei erhöhter Temperatur. Versuche mit Luft-Stickstoffgemischen sprechen zu Gunsten unserer Auffassung über das Zusammenarbeiten jener beiden Reflexe, doch muss ich ihretwegen auf die zitierte Mitteilung von SCHUURMANS STEKHOVEN verweisen.

b. *Tauchende Tiere. — Der Sauerstoffverbrauch.*

Durch systematische Analyse von Gasproben aus der Lunge von tauchenden Tieren haben wir festzustellen versucht, dass der Sauerstoff in der Tat als Vorrat langsam verbraucht wird. Es genügt hier darauf hinzuweisen, dass wir, zu verschiedenen Zeiten nach dem Luftschöpfen messend, sehr verschiedene Prozentwerte für den Sauerstoff erhalten haben. Bei einem *Frosche*, der mit dem Körper unter Wasser, mit dem Kopfe aber über Wasser sich befand, stellte Herr STEENBEEK mit Hülfe einer Lungenfistel (die Technik wird andernorts beschrieben werden), unter anderen, folgende Zahlen fest: der Sauerstoffgehallt kann sinken von 19,5% bis 15,3%. Man beachte, dass in diesem Falle die normale Atmung nicht gehindert war. Sicherlich erhält man bei wirklichem Tauchen viel grössere Unterschiede. Hier kam es uns gerade darauf an, zu zeigen, dass bei gegebener Atemmöglichkeit, der Frosch doch den Sauerstoffgehalt in der Lunge weitgehend absinken lässt, ehe er aufs Neue Luft schluckt. Die Versuche an *Wasserpulmonaten*, über welche wir nunmehr berichten werden, geschahen an durchaus untergetauchten Tieren.

Herr HAZELHOFF fand in meinem Laboratorium bei Limnaea stagnalis und Planorbis corneus, welche in gut ventiliertem Wasser bei konstanter Temperatur gehalten wurden, einen sehr regelmässigen Verbrauch des Sauerstoffes.

Tabelle 2. Limnaea stagnalis und Planorbis corneus in gut ventiliertem Wasser bei einer Temperatur von 20,5°. November und Dezember.

PROBE DER LUNGE ENTNOMMEN, NACH DEM LUFTSCHÖPFEN, IN MINUTEN:	SAUERSTOFFGEHALT EINER PROBE DER LUNGENLUFT BEI LIMNAEA.	BEI PLANORBIS.
0 Minuten.	18,7%	13,8% (in anderen Fällen mehr).
30 „	12,5%	12,3%
60 „	6,4%	10,7%
90 „	5,9%	6,3%
150 „	5,4%	3,4%

Die Luftentnahme geschah unter Wasser, durch Reizung des Tieres, wobei dieses spontan etwas Luft aus seiner Lunge austreten lässt, welche ohne weiters durch meinen einfachen Analyseapparat aufgefangen wurde. Die Zahlen sind naturgemäss nur eine Reihe von Beispielen, welche nicht bei ein und demselben Tiere gewonnen werden konnten, sondern aus einer grossen Zahl von Einzelbeobachtungen zusammengestellt wurden [1]). (Siehe die Mitteilung von HAZELHOFF, welche demnächst erscheinen wird).

Im Prinzip kann natürlich jede Lunge als Vorratslunge auftreten, auch die menschliche. Das ergibt sich aus Untersuchungen verschiedener Forscher, welche NOËL PATON zitiert. (Proc. R. philos. Soc. Glasgow 1914). Er berichtet von einem Tauchkünstler, welcher 4 Minuten 45½ Sekunde unter Wasser bleiben konnte. Perlfischer bleiben 90 Sekunden unter Wasser (HERDMAN). Dass bei solchen Versuchen der Sauerstoff der Lunge auch langsam verbraucht wird, ist selbverständlich, kann aber auch aus der Literatur bewiesen werden. Bei bestimmten Versuchen findet Vernon, dass der Sauerstoffgehalt der Lungengase beim Menschen bis zu 3,7% sinken kann. In allen diesen Fällen handelt es sich um *künstliche Inkonstanz*, und gerade aus diesem Umstande können wir lernen, um was es sich bei der

1) Wenn man den Tieren die Luft entnimmt, im Momente, dass sie spontan an die Oberfläche kommen, aber ehe sie Luft geschöpft haben, erhält man folgende Werte: (Temp. 15—16°, Mai) Planorbis corneus 4,8 2,6 0,4 7,1 3,8 2,4 7,4 im Miitel 4,1% Sauerstoff. Bei Limnaea stagnalis aber sind unter diesen Bedingungen die Werte viel höher. 12,6 15,1 17,2 12,1 17,2 7,0 14,8 im Mittel 13,7% Sauerstoff. Spontan kommt Limnaea also so früh an die Oberfläche, dass die oben angegebenen niedrigen Sauerstoffwerte normal nicht vorkommen.

natürlichen Inkonstanz der alveolären Gasspannung im Wesentlichen handelt. In Vernons Versuchen wurde die ausgeatmete Luft stets wieder eingeatmet, *nachdem durch Alkali die Kohlensäure jeweils entfernt worden war*. Mit andern Worten, man hatte den Reiz ausgeschaltet, welcher unter normalen Verhältnissen die Atembewegungen regelt und erzwingt. Das Gleiche gilt natürlich auch für die Versuche an geübten Tauchern, bei denen die Uebung als reflexhemmender Faktor auftritt. Mit andern Worten, die uns beschäftigende Erscheinung, ist in erster Linie eine Frage der Regulierung der Atmung.

3. *Die Regulierung der Atmung im Zusammenhang mit der Inkonstanz der alveolären Gasspannung*

Wenn man untersucht, ob und wie bei den einzelnen Tiergruppen die Atembewegungen geregelt, d. h. in Beziehung gebracht werden zu dem Sauerstoffbedürfnisse des Tieres, je nach veränderten inneren und äussern Bedingungen, so findet man eine grosse Mannigfaltigkeit des Verhaltens. Es gibt Tiere ohne jede reflektorische Regelung. Die Kohlensäure, welche bei uns Atembewegungen bedingt, lähmt diese bei manchen Tieren, welche dahingegen vielleicht auf Mangel an Sauerstoff im äusseren Medium reflektorisch reagieren. Scheinbar haben wir es hier mit einem total regellosen Verhalten zu tun, allein in Wirklichkeit dürfte sich hierin lediglich eine Reihe von verschiedenen Beziehungen zum äusseren und inneren Milieu ausdrücken, von denen die uns hier beschäftigende ein Beispiel ist. Da man von einer Vorratslunge nur da reden kann, wo die Regulierung der Atmung nicht in fester Beziehung zu den Lungengasen steht, so wird man bei der uns beschäftigenden Gruppe solch eine Beziehung nicht erwarten dürfen. Oder wenn sie vorhanden sein sollte, dann muss sie durch anderweitige Reflexe, während des Tauchens ausgeschaltet werden. Auch der Mensch wird dadurch zum Taucher, dass die für ihn charakteristische Atemregulierung zeitweise aufgehoben wird, und der nicht Geübte ertrinkt schnell, weil er dem Zwange unter Wasser zu atmen nicht widerstehen kann. Dies beweisen schon RICHETS vergleichende Versuche an Tauben und Enten (1894/98). Die Ente hält es unter Wasser 20 mal länger aus als die Taube, in erster Linie, weil bei ihr die Unterbrechung der Lungenventilation nicht unmittelbar Atemzwang hervorruft. Genau wurde dies erst durch NOËL PATON und seiner Schülerin HUXLEY untersucht. (Studies of the Breathing Mechanism of the Duck in Submergence. Proc. R. philos. Soc. Glasgow, 1914). Beide fanden, dass wenn man eine Ente untertaucht, die Atembewegungen reflektorisch aufgehoben werden. (Reflektorische Apnoë). Ausserdem ergibt sich aber aus diesen Versuchen, dass noch weitere Anpassungserscheinungen sich hierzu gesellen: denn während eine Ente unter Wasser 23 Minuten leben kann, stirbt sie mit zugebundener Trachea schon nach 7 Minuten. Es werden durch die Berührung bestimmter Teile des Tieres mit dem Wasser weitere Reflexe ausgelöst, deren Folge es ist, dass neben verminderter Muskeltätigkeit, der Herzrhythmus verlangsamt wird. Mit diesem Umstande werden wir uns noch weiterhin kurz zu beschäftigen haben.

Auch andere tauchende Tiere zeichnen sich durch das Fehlen jenes für den ertrinkenden Menschen verhängnisvollen Atemzwanges aus, abgesehen davon, dass viele ausserdem eine geringere Empfindlichkeit gegen Mangel an Sauerstoff haben. Beim Imago von Dytiscus marginalis konnte man keinerlei dyspnoische Erscheinungen nachweisen, die Tiere besitzen überhaupt grosse Widerstandsfähigkeit gegen Asphyxie. (Matula, Arch. ges. Phystol. Bd. 138, 1911. p. 388). BABàK und HEPNER (Arch. ges. Physiol. Bd. 156, 1914) fanden, dass bei Krokodilen keinerlei Dyspnoe auftritt, wenn man der Atemluft bis zu 20 % Kohlensäure zusetzt. Gesteigerte Atemfrequenz tritt überhaupt erst bei weitgehendem Sauerstoffmangel auf. Was man bei tauchenden Tieren Regelung nennen könnte, dürfte in erster Linie der Zwang sein, um bei eintretendem Sauerstoffmangel das Wasser zu verlassen und die Luft aufzusuchen. Dass in der Tat der Sauerstoffmangel der Reiz für dieses Verhalten ist, konnte PATON bei der Ente direkt nachweisen. Uns war schon lange, bei einer Vergleichung des Verhaltens von Planorbis mit demjenigen von Limnaea aufgefallen, dass Planorbis stets viel länger unter Wasser bleibt als Limnaea. Zum Beispiel ergaben sich als Mittelwerte einer bestimmten Untersuchungsreihe die folgenden Zahlen: Innerhalb einer Stunde kamen die Exemplare von Planorbis 1—3 mal an die Wasseroberfläche, während die untersuchten Exemplare von Limnaea etwa 12 mal die Oberfläche aufsuchten. In ausgekochtem Wasser schöpfen beide Arten häufiger Luft, das Verhältnis zwischen beiden ändert sich aber im Wesentlichen nicht. (JORDAN, Het leven der dieren in het zoete water, Utrecht, Oosthoek, 1918). Schon die Tatsache, dass trotz grosser individueller Verschiedenheit, sich ein gewisses Regel-

mass in diesem Verhalten nachweisen lässt, ist ein Argument zu Gunsten der Annahme, dass es eine Regulierung der Atmung bei den Wasserpulmonaten in dem Sinne wirklich gibt, dass die Tiere von Zeit zu Zeit *gezwungen* werden die Wasseroberfläche aufzusuchen. Dass der Reiz für diese Reflexe innerer Sauerstoffmangel ist, werden wir künftig direkt zu beweisen haben. Für diese Uebersicht muss ein Beweis durch Argumente genügen. Man wird bei dem auffälligen Unterschiede in der Tauchzeit von Limnaea und Planorbis in erster Linie an die Tatsache denken, dass letztere haemoglobinhaltiges Blut besitzt. Zunächst dachten wir an den grösseren Sauerstoffvorrat, welchen Planorbis, gebunden an den Blutfarbstoff mit in die Tiefe nimmt. Allein LEITCH, eine Schülerin KROGHS, wies nach, dass bei Planorbis corneus, diese Sauerstoffmenge etwa für 3 Minuten ausreichen würde. (LEITCH, J., Journ. of Physiol. London, Vol. 50, 1916, p. 370). Unsere Untersuchungen weisen uns auf eine andere Beziehung zwischen Haemoglobin und Tauchzeit: Der Farbstoff nämlich ermöglicht eine bessere Ausnützung des Sauerstoffvorrates in der Lunge (was KROGH schon vermutet hatte). Während nach unseren Befunden (JORDAN und BEA SCHWARZ, Arch. ges. Physiol. Bd. 185, 1920, p. 311) in der Luft der Sauerstoffverbrauch normaler Regenwürmer nicht grösser ist als derjenige von Exemplaren deren Haemoglobin durch Kohlenoxyd ausgeschaltet worden war, ergab sich eine deutliche Ueberlegenheit des normalen Tieres, bei niedriger Sauerstoffspannung im Behälter. Wenn man z. B. einen Carboxyhaemoglobinwurm in ein bestimmtes Volumen einer Gasmischung von 4,4 % Sauerstoff bringt, so findet man nach 19—20 Stunden (bei 15°) in dem Behälter noch 2,7 % Sauerstoff, während ein normales Tier unter gleichen Bedingungen sich den letzten Rest des Sauerstoffs aneignet. Bei den Tauchschnecken tritt an Stelle des Behälters die Lunge von unseren beiden Pulmonatenarten, die eine mit, die andere ohne Haemoglobin. Eine weitergehende Ausnützung des Sauerstoffes bei Planorbis verglichen mit Limnaea dürfte somit sichergestellt sein, wodurch einmal der Unterschied im Verhalten erklärt, dann aber zugleich bewiesen ist, dass in der Tat Sauerstoffmangel die Tiere nach der Oberfläche treibt. Der vollgültige Beweis muss naturgemäss direkt sein. Wir werden darüber später berichten [1].

4. *Die Gleichmässigkeit der Ausnützung der Lungenluft, trotz des Absinkens des Sauerstoffdruckes*

Innerhalb des Sauerstoffvorrates der Lunge sinkt im Laufe der Tauchzeit der Sauerstoffdruck mehr und mehr. Nach den Gesetzen, welche die Aufnahme des Sauerstoffes durch das Blut beherrschen, müsste daher im Anfange viel mehr Sauerstoff aufgenommen und mithin auch verbraucht werden, als späterhin. Ist das bei allen hierhin gehörigen Tieren der Fall, oder finden sich bei manchen unter ihnen regelnde Mechanismen, durch welche der Vorrat gleichmässig auf die Tauchzeit verteilt wird?

a. *Limnaea und Planorbis.* (Nach Versuchen, welche Herr HAZELHOFF in meinem Laboratorium ausgeführt hat).

Aus den Versuchen, deren Resultate im Folgenden mitgeteilt werden sollen, ergibt sich noch eine andere Bedeutung des Haemoglobins bei Planorbis. Nach Untersuchungen der KROGH'schen Schule können allgemein Haemoglobin*lösungen* ihren Sauerstoff erst an die Gewebe abgeben, wenn der Sauerstoffdruck in diesen sehr niedrig geworden ist. In Uebereinstimmung hiermit hatten ja auch wir gefunden, dass ein normaler Regenwurm bei hohem Sauerstoffdruck keinerlei Gebrauch macht von seinem Blutfarbstoff, welcher erst unterhalb einer bestimmten Grenze des Sauerstoffdruckes zu seinem Rechte kommt (er ist unter dieser Bedingung dem Carboxyhaemoglobinwurm überlegen). Bei Planorbis corneus fand LEITCH (l. c.), dass erst bei einem Sauerstoffgehalt in der Umgebung, (offenbar also auch in den Geweben) von 50 mm., oder 7,2 % (bei 20°), das Haemoglobin anfängt sich zu reduzieren. Sobald also während des Tauchens der Sauerstoffdruck der Lunge bis zu einem bestimmten Grad gefallen ist, dann und erst dann kann das Haemoglobin relaisartig eingreifen. Hieraus erklärt es sich, dass der Sauerstoff bei Planorbis viel gleichmässiger verbraucht wird (lineäre Kurve), als bei Limnaea, wo solch ein Relais fehlt und demnach erst relatif viel mehr verbraucht wird, während später der Verbrauch schneller absinkt.

1) Mittlerweile hat Herr Hazelhoff noch einige Versuche ausgeführt, welche unsere Meinung stützen. Hiernach kommt Limnaea an die Oberfläche, wenn der Sauerstoffgehalt ihrer Lungengase in Mittel auf 13,7 % gesunken ist, während Planorbis erst die Oberfläche aufsucht, wenn dieser Wert im Mittel 4,1 % geworden ist. (Siehe Fussnote auf S. 128, woselbst die einzelnen gefundenen Zahlen angegeben sind, aus welchen die Mittelwerte berechnet wurden).

Das dargetane Verhalten wird hier durch zwei Kurven demonstriert, welche Herr HAZELHOFF auf folgende Weise erhielt. Bei zahlreichen Exemplaren beider Arten, welche unter gut ventiliertem Wasser bei konstanter Temperatur gehalten wurden (20,5°), wurden von Zeit zu Zeit auf dargetane Weise Luftproben der Lunge entnommen und analysiert. Für die einzelnen Zeitabstände, für welche sich ziemlich grosse individuelle Abweichungen ergaben, wurden Mittelwerte aus meistens vier Beobachtungen berechnet. Diese Mittelwerte wurden dann als Ordinaten der Kurven benutzt, während die entsprechenden Zeitabstände die Abszissen lieferten.

Aus diesen Kurven ergibt sich nicht nur die grosse Stätigkeit der Sauerstoffausnützung bei Planorbis verglichen mit derjenigen bei Limnaea, sondern auch, wenn auch nicht sehr deutlich die Tatsache, dass Planorbis den Vorrat weitergehend ausnützt. Der Unterschied wird naturgemäss erst deutlich werden, wenn wir die Atmung durch die Adaptativkieme ausschalten, d. h. wenn wir in sauerstofffreiem Wasser untersuchen werden. Ueber diese und andere Tatsachen wird Herr HAZELHOFF andernorts zu berichten haben.

Fig. 1.

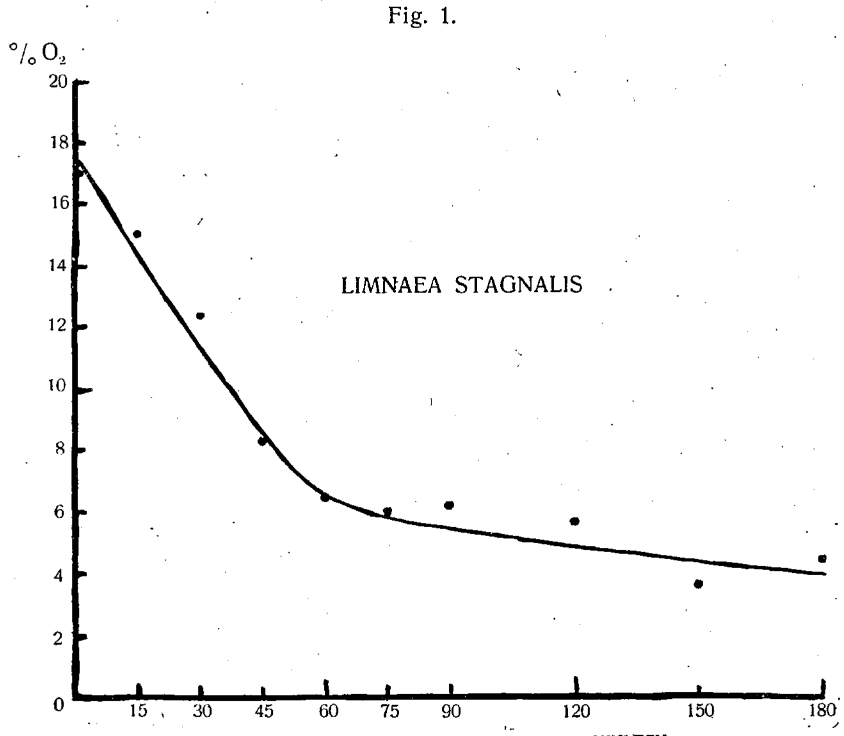


Fig. 2.

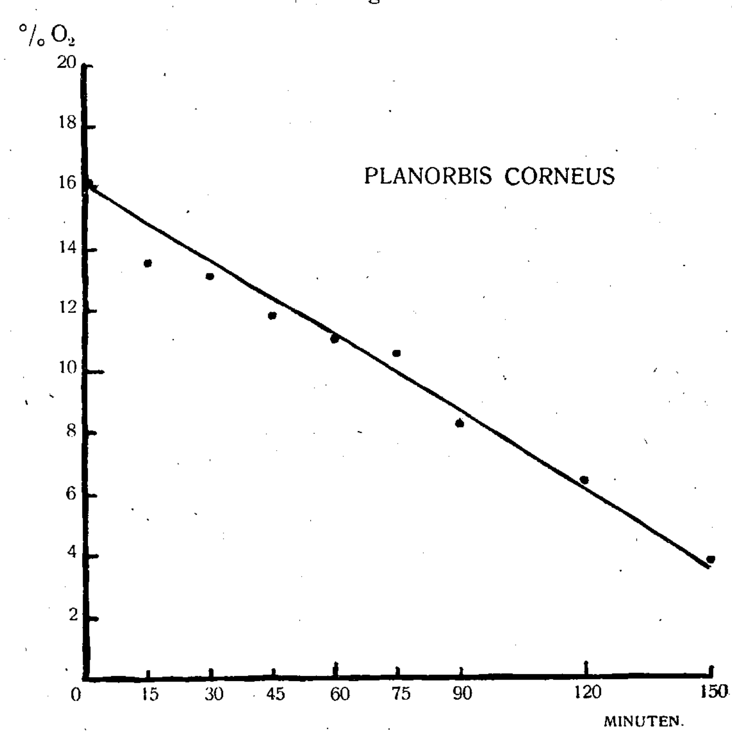


Fig. 1. Kurven des Sauerstoffverbrauches, während des Aufenthaltes unter Wasser, aus der Lunge von *Limnaea;* Fig. 2, das Gleiche bei *Planorbis.* Ordinaten sind die Prozentzahlen des Sauerstoffs der Lungengase. Abszissen die Zeit. Weiteres siehe Text.

b. *Wirbeltiere.* Die dargetane Regulierung einfacher Art des Sauerstoffverbrauches aus der Vorratslunge, kommt bei Wirbeltieren nicht in Frage. Innerhalb der roten Blutkörperchen, welche vielleicht besondere Electrolyten enthalten, vermag das Haemoglobin bei viel höherem Sauerstoffdrucke sich zu reduzieren, als das bei Haemoglobinlösungen der Fall ist. (KROGH und LEITCH, Journ. of Physiol. Vol. 52, 1919, p. 288). An eine Relaiswirkung des Haemoglobins ist hier nicht zu denken. Einige hochinteressante Befunde von Krogh bei Schildkröten, welche wahrscheinlich auch für Batrachier gelten, zeigen uns hier die Richtung, in welcher wir die Lösung der uns beschäftigenden Frage bei Wirbeltieren suchen müssen. Leider beschränkt sich die folgende Verwertung der Resultate Kroghs auf Hypothesen, da die Versuche, welche diese Hypothesen durch Tatsachen ersetzen sollen, noch lange nicht so weit sind, dass wir über ihre Resultate berichten könnten. KROGH (Skand. Arch. Physiol. Bd. 23, 1910, p. 200) fand dass die Blutgefässe der Schildkrötenlunge Vasomotoren besitzen, welche unter Einfluss des Nervus vagus die Weite der Blutgefässe regeln. Die Weite der Blutgefässe aber bestimmt ihrerseits die Blutmenge, welche in die Lunge gepumpt wird. Der Rest des venösen Blutes mischt sich direkt mit dem arteriellen Blute des linken Aurikels und kommt so in den Körperkreislauf. Wenn man den Vagus durchschneidet, so strömt viel mehr Blut in die Lunge, mit der nachweislichen Folge,

dass bei einseitiger Durchschneidung, die entsprechende abgebundene Lunge viel schneller ihres Sauerstoffes beraubt wird, als die andere, mit intaktem Vagus. Bei Tieren, bei welchen in Folge der Anatomie von Herz und Atmungsorganen stets eine ganz *bestimmte* Blutmenge durch das Atmungsorgan gehen muss, fehlen nach KROGH die Lungenvasomotoren (Fische, Vögel, Säugetiere). Es wird sich nun zeigen müssen, ob die Weite der Blutgefässe in der Lunge der uns beschäftigenden Wirbeltiere, sich reflektorisch nach dem Sauerstoffdruck der Lungengase richtet. PATON hatte bei seinen Enten, wie gesagt, eine Verlangsamung des Pulsschlages beim Tauchen gefunden. Wir werden auch hier untersuchen müssen, ob diese Verlangsamung nach Massgabe des Sauerstoffverbrauches wieder zurückgeht. Wie dem aber auch sei, durch unsere Ueberlegung dürfte sich mit einiger Wahrscheinlichkeit eine Beziehung aller in Frage stehender Eigentümlichkeiten der Organisation dieser Tiere ergeben. (Man denke nur an die mehr oder weniger ungeteilte Herzkammer bei Amphibien und vielen Reptilien). Und diese Beziehung der einzelnen Teile miteinander und mit der Lebensweise, dürfte ein erneutes Studium dieser Organisation ausserordentlich wertvoll erscheinen lassen.